

運動残効における環境光の効果

Motion Aftereffect Under Different Light Levels

岩 原 彩 香

Ayaka IWAHARA

(日本女子大学大学院人間社会研究科 心理学専攻博士課程後期3年)

要 旨

運動残効とは、一方向に移動する順応刺激を見続けた後に提示されるテスト刺激が、順応刺激とは反対方向に動いて知覚される現象である。本研究では、運動残効の知覚に環境光レベルが影響するかどうかを明らかにすることを目的とした。運動残効としては、その生成メカニズムが異なる静的運動残効と動的運動残効を検討した。実験の結果、運動残効をもたらす視覚刺激の視認性をそろえた場合、運動残効の種類に関わらず、残効の持続時間は環境光レベルに依存しないことがわかった。すなわち、明所視においても暗所視においても残効の持続時間はほぼ同じであった。以上の結果から、環境光レベルは運動残効に影響を及ぼさないことが示唆された。

[Abstract]

The motion aftereffect (MAE) is a phenomenon in which after prolonged adaptation to a moving pattern, a subsequently presented pattern is perceived to move in the opposite direction. In this study, the duration of the MAE was measured while the ambient light level was controlled by using a neutral density filter placed in front of the display. We found that under photopic and scotopic conditions, no difference in MAE strength was found when the test pattern was stationary (static MAE), or when the flickering grating was used as a test pattern (dynamic MAE). These results indicate that ambient light level has no effect on the perception of MAE.

私たちが日常で遭遇する環境の明るさ(環境光レベル)は 10^{11} という大きな範囲で変化している(Hood & Finkelstein, 1986)。ヒトの視覚を担う個々の神経細胞のダイナミックレンジは 10^2 程度と狭いため、錐体と桿体という2種類の視細胞が環境光の変化に対応している。環境光レベルに基づくヒトの視機能は、錐体のみが機能する明所視、錐体と桿体が同時に機能する薄明視、そして桿体のみが機能する暗所視に分類される。

こうした環境光レベルの変化は、視覚運動の知覚(visual motion perception)に影響を与えるのであろうか? 運動知覚は視覚刺激の時空間的な変化によりもたらされる。視覚の空間特性と時間特性はともに環境光レベルに依存して変化する(Hess, Sharpe, & Nordby, 1990)。そのために、両特性に依存する運動知覚は環境光レベルに依存して大きく変容しうる可能性がある。

実際、運動視に関するいくつかの現象は、環境光レベルと共に変化することが知られている。例えば、速度知覚(Gegenfurtner, Mayser, & Sharpe, 2000; Hammett, Champion, Thompson, & Morland, 2007; Vaziri-Pashkam & Cavanagh, 2008)、速度弁別閾(Takeuchi & De Valois, 2000)、

複雑運動知覚(Billino, Bremmer, & Gegenfurtner, 2008), バイオロジカルモーション知覚(Billino et al., 2008; Grossman & Blake, 1999), 静的運動錯視の知覚(Hisakata & Murakami, 2008), ISI リバーサル錯視(Takeuchi & De Valois, 1997, 2009), 2ストローク運動知覚(Challinor & Mather, 2010; Mather & Challinor, 2009), 運動テクスチャ分離(Takeuchi, Yokosawa, & De Valois, 2004), 視覚運動ブライミング(Takeuchi, Tuladhar, & Yoshimoto, 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013; Yoshimoto, Uchida-Ota, & Takeuchi, 2014)は全て、環境光のレベルの影響を受ける。つまりこれらの現象では、明所視と暗所視において知覚が異なる。

その一方で、異なる環境光レベル下で刺激の視認性を調整すると、その知覚が同等になる場合もある。例えば ランダムドットにおいてコヒーレントな運動が認識される閾値を測定すると、環境光レベルに基づく閾値の差異はあらわれない(Lankheet, van Doorn, & van de Grind, 2002; van de Grind, Koenderink, & van Doorn, 2000)。

本研究では、運動残効知覚時に環境光の影響が生じるかどうかを明らかにすることを目的とした。運動残効(Motion Aftereffect)とは、一方向に移動する順応刺激を見続けた後に提示されるテスト刺激が、順応刺激とは反対方向に動いて知覚される錯視のことである。著者の知る限り、運動残効における環境光の効果についてはわかっていない。

運動残効には静的運動残効(static MAE)と動的運動残効(dynamic MAE)の2種類があることが知られている。静的運動残効ではテスト刺激が静止している一方で、動的運動残効ではテスト刺激が時間的に変動している。後述するように、これらの運動残効ではその時空間的特性の違いから、異なる神経部位において生成されていると考えられている。つまり、静的運動残効は第一次視覚野(V1)レベルの応答に基づいており、動的運動残効はMT野/MST野レベル以上の応答に基づいて生成されていると考えられている(Mather, et al., 2008)。本研究では、これら2種類の運動残効の持続時間が明所視と暗所視において異なるのか否かを検討した。

実験

装置

プログラミング言語(MATLAB ver 8.0, MathWorks Inc.)と視覚実験用の関数群Psychtoolbox ver 3 (Brainard, 1997; Pelli, 1997)により作成したプログラムをパーソナルコンピュータ(iMac, Apple Inc.)で制御し、カラーディスプレイ(Color Edge CG245W, EIZO Inc.)に提示した。ディスプレイのリフレッシュレート60Hz、輝度階調はビットステッピングにより10.7ビットとした(Lu & Doshier, 2014)。ディスプレイのガンマ補正は色彩輝度計(ColorCALII, Cambridge Research Systems Ltd.)により行った。実験参加者の顔は顎台(FaceLock, Arrington Research Inc.)で固定した。視距離は57 cmとした。実験参加者の瞳孔径は、サンプリングレート220Hzのアイトラッカー(ViewPoint Eye Tracker 220fps USB system, Arrington Research Inc.)により測定した。アイトラッカーは、前述のコンピュータ(iMac)からTTLボード(In/Out 0016, Arrington Research Inc.)を介して制御したコンピュータ(Epson Endeavor 7800, Epson Inc.)と眼球運動測定専用ソフトウェア(ViewPoint 2.8.5, Arrington Research Inc.)により駆動させた。

環境光のレベル(ディスプレイ画面の平均輝度)は, ND フィルター (Kodak Wratten 2, Edmund Optics Inc.)で画面を覆うことにより, 2段階に調整した(99.5 cd/m^2 及び 0.0014 cd/m^2)。ディスプレイの分光特性の測定には, 分光放射輝度計(SpectroCAL MKII, Cambridge Research Systems)を用いた。実験は防音暗室内で行った。

実験参加者

成人女性4名が実験に参加した。内1名は筆者であり, その他の3名は実験の目的を知らなかった。全員が, 視力矯正を含む正常な視力を有していた。

視覚刺激

運動残効を生じさせる順応刺激として, 水平方向に運動する垂直正弦波縞(空間周波数 0.5 c/deg)を用いた(図1)。刺激サイズは $22.4 \times 3.3 \text{ deg}$ とし, 縦のエッジをぼかすためにガウス窓をかけた($\sigma_s=3.0 \text{ deg}$)。上下の正弦波縞は同方向かあるいは反対方向に動いた。反対方向に動く場合, 例えば上の正弦波縞が左方向に動いた場合は, 下の正弦波縞は右方向に動いた。運動速度は 6.0 Hz (したがって速度は 12.0 deg/sec)とした。二つの正弦波縞の間に, 凝視のための十字図形($1\text{deg} \times 1\text{deg}$, 黒色)を提示した。

この順応刺激がもたらす運動残効の持続時間を測定するために, テスト刺激を2種類用意した。一つは静的運動残効を測定するために順応刺激を静止させ, それをテスト刺激とした。もう一つは動的運動残効を測定するためのもので, 図1で示した刺激を順応刺激と同じ時間周波数(6.0Hz)で 180 度位相反転したパターンをテスト刺激とした。

順応刺激, テスト刺激共に輝度コントラスト(マイケルソンコントラスト)は, 各環境光レベルにおける運動方向弁別に必要なコントラスト値の3倍とした。

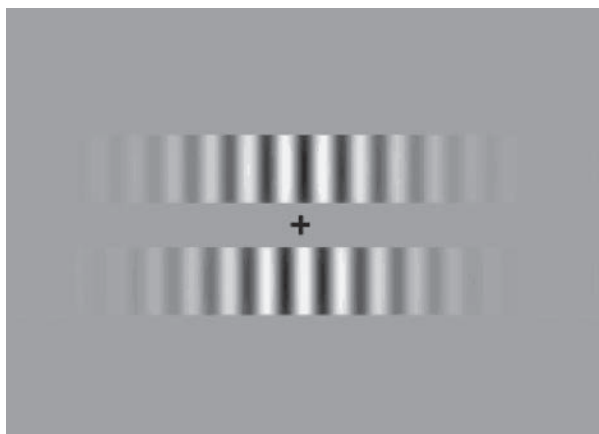


図1 使用した視覚刺激の例。上下の正弦波格子縞は互いに逆方向に動く。

実験手続き

実験参加者の視機能が明所視や暗所視であることを特定するためには、各環境光レベルにおける網膜照度を測定する必要がある。網膜照度は、実験参加者が観察しているディスプレイの平均輝度(環境光レベルに該当)と実験参加者の瞳孔径の積により算出される。そこでまず、実験参加者の瞳孔径を測定した。実験参加者には計測開始の合図(ビープ音)から5秒間、一様な灰色の画面の中央を瞬きせず直視させた。この間の瞳孔径をアイトラッカーにより計測した。この計測を1人につき6回行った。画面の平均輝度は先に記したように2通りとしたために、各実験参加者に対して12回の計測を行った。

続いて運動方向弁別に必要な輝度コントラスト閾を測定した。これは運動残効の測定に用いる刺激(図1)の視認性を明所視と暗所視においてそろえるためである。1000 Hzの純音の後に、運動刺激(Figure 1)が提示された。実験参加者は二肢強制選択法により、凝視図形の上下の刺激の運動方向が同じであったか、あるいは違っていたかをキー押しにより回答した。運動方向は試行毎にランダムとした。正誤のフィードバックは行わなかった。刺激の輝度コントラストを階段法に則って変化させ、正答率79%となるコントラスト値を求めた(Levitt, 1971)。正答が3試行連続したときにコントラストは減少し、誤答したときに増加した。測定開始後はコントラストを0.4 log 単位で増減させ、増減の反転を2回繰り返した後は0.1 log 単位で増減した。増減の反転が6回となった時点で測定は終了した。全6回の反転の内、最後の3回分のコントラストの平均を求め、その値をコントラスト閾とした。

最後に運動残効の持続時間を測定した。試行開始時に1000 Hzの純音が鳴り、順応刺激が提示された。順応刺激の持続時間は5秒であった。順応刺激提示終了後、すぐにテスト刺激が順応刺激と同じ位置に提示された。実験参加者はテスト刺激において見かけの運動が見られなくなったからキーを押した。テスト刺激提示からキー押しまでの時間を運動残効の持続時間とした。回答後、実験参加者がキーを押すと次の試行へ移った。実験参加者は、順応刺激とテスト刺激が提示されている間は凝視図形から目を離さないように教示された。1セッションの試行数は順応刺激の運動方向(2通り)×繰り返し(4回)の計8試行であった。2通りの環境光レベル下で、各実験参加者とも8セッションを行った。これを2種類のテスト刺激(静止あるいは位相反転)に対して行った。前者のテスト刺激により静的運動残効を、後者により動的運動残効を検討できる。テスト刺激の種類はセッション毎に交替した。練習として、それぞれのテスト刺激に対して16試行を事前に行った。

ここで記載した全ての実験の前に、実験参加者は30分間の暗順応を行った。実験における視覚刺激観察は右眼単眼視により行った。

結果

瞳孔径の測定結果から、2通りの環境光レベルにおける暗所網膜照度を求めた。暗所網膜照度(単位: log scotopic troland, log scot Td)は、明所と暗所における標準分光視感効率($V(\lambda)$ と $V'(\lambda)$)および分光放射輝度測定により求めたディスプレイの変換係数($k=2.67$)を用いて算出した

(Wyszecki & Stiles, 2000)。先行研究(Hood & Finkelstein, 1986; Stockman & Sharpe, 2006; Zele & Cao, 2015)から、暗所網膜照度が $-1 \log \text{scot Td}$ より低い場合は暗所視、 $2 \log \text{scot Td}$ より高い場合は明所視の領域に入ると考えられる。実験参加者4名の暗所網膜照度は高い方から3.1, $-1.2 \log \text{scot Td}$ となった。この結果から、本研究で用いた2種類の環境光レベルにおいてはそれぞれ明所視と暗所視が機能していると結論づけられる。

運動方向弁別に必要な輝度コントラスト値は、画面の輝度値が下がると共に運動方向弁別のコントラスト閾は上昇した。明所視では最も弁別感度がよく、暗所視においては明所視下よりも約2 log感度が低下した。環境光レベルと運動方向弁別のコントラスト閾にこうした関係があるという結果は、先行研究とも一貫している(Hess, et al., 1990; Yoshimoto, et al., 2016)。そこで以下に記載する運動残効の実験では、運動刺激(図1)のコントラストを本測定で得られたコントラスト閾値の3倍に固定した。その結果、運動刺激の輝度コントラストの平均値は、環境光レベルが99.5, 0.0014 cd/m^2 の時、それぞれ0.74%, 32.1%となった。

静的運動残効の持続時間を図2(A)に示す。明所視下と暗所視下で持続時間に有意な差はなかった($t(6) = 0.50$, n.s.)。動的運動残効の結果を図2(B)に示す。静的運動残効の場合と同様、明所視下と暗所視下で持続時間に有意な差はなかった($t(6) = 0.41$, n.s.)。

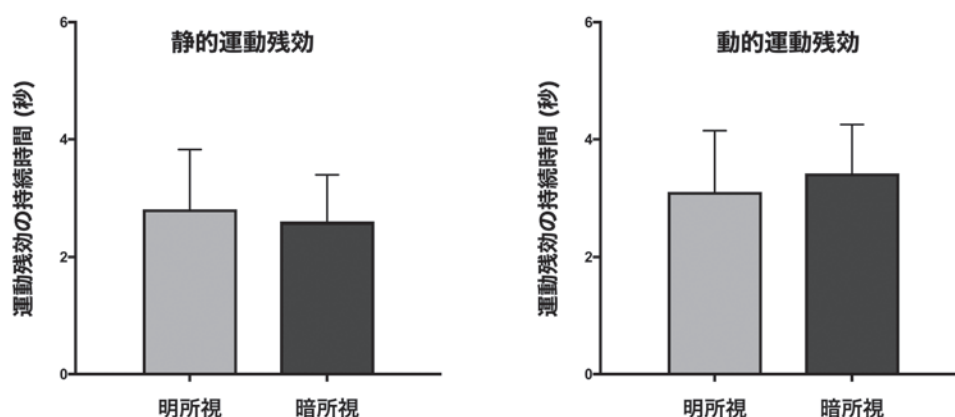


図2 静的運動残効(A)と動的運動残効(B)の持続時間。各グラフの左側は明所視下、右側は暗所視下の結果。誤差棒は $\pm 1 \text{ SEM}$ 。

考察

本研究では、異なる網膜視細胞(錐体と桿体)が機能する環境光レベル(明所視および暗所視)における運動残効の持続時間を比較した。実験の結果、運動残効をもたらす視覚刺激の視認性をそろえた場合、運動残効の種類(静的あるいは動的運動残効)に関わらず、残効の持続時間は環境光レベルに依存しないことがわかった。すなわち、明所視においても暗所視においても残効の持続時間はほぼ同じであった。

序論で述べたように、視覚運動知覚においては、環境光レベルの影響を受ける現象と受けない

現象があるが、運動残効は後者の部類に属することが本実験結果から示唆された。つまり、錐体と比較して桿体の時間応答は10～100ミリ秒遅いが(Yoshimoto, et al., 2016)、運動残効の持続時間にはこうした時間特性の違いは反映されていない。これまでの研究から、静的運動残効はV1(第一次視覚野)など低次の視覚メカニズムにおける働きを反映する一方で、動的運動残効はより高次のメカニズム(例えばMT野やMST野における運動認識メカニズム)を反映すると考えられている(Mather, et al., 2008)。環境光レベルの変動がいずれのメカニズムにも効果を及ぼさないことから、こうしたメカニズムにおいては、錐体や桿体の時空間特性の違いがすでに補正されていると考えられる。

実際に環境光の効果が皮質レベルにまで及ぶか否か、現在は明確にされていない。Hadjikhani & Tootell (2000)によれば、中心視野の処理を担う初期視覚野(V1 / V2 / V3)は暗所視下では応答しないが、周辺視野の処理を担う領域では応答する。その一方で、MT野は明所視下でも暗所視下でも活性化する。つまり、平均輝度の情報は初期視覚野へ網膜位置依存的に伝えられるために、初期視覚野での処理に依存する視機能は環境光の影響を受ける可能性がある。しかしながら、より最近の研究では、錐体と桿体からの情報はV1以降では全て同じ様に処理されており、違いがみられない(Barton & Brewer, 2015)。この結果からすると、皮質レベルが関与している視機能は、環境光の影響を受けないことが予測される。こうした神経生理学的知見と本研究結果がどのような関係にあるかを明らかにするためには、さらなる検討が必要となる。

本研究では明所視と暗所視を検討したが、今後の検討課題として、薄明視でも同様の結果が得られるのかどうかを確認する必要がある。薄明視では錐体と桿体双方が同時に機能する。そのために、薄明視下においてのみその知覚が変容する現象が報告されている。

例えばBillino et al. (2008)では、明所視、薄明視、および暗所視の3つの環境光レベルに対応する輝度下でのバイオロジカルモーション検出閾値を測定し、閾値が薄明視条件のみ増加することを示した。さらに、薄明視下において、錐体と桿体の情報処理速度の不一致が時空間的に分離された運動情報の統合障害につながり、最大の閾値増加をもたらすと主張した。Yoshimoto & Takeuchi (2013)では、低環境光レベル下での運動メカニズムを調べるため、視覚運動プライミングを使用した。その結果、明所視下と暗所視下では負のプライミングが知覚され、薄明視下でのみ視覚運動プライミングが消失する一方で、薄明視下においても錐体のみが機能する中心視では負のプライミングが知覚された。また、プライム刺激とテスト刺激をオーバーラップさせると負のプライミングが知覚されることも報告されており、この結果から、薄明視下では桿体系を介する情報処理がおくれることにより、運動知覚をもたらす情報統合が不完全になることが示唆されている。薄明視におけるこうした特異性が運動残効にもあらわれるのか、今後の検討が必要となる。

引用文献

- Barton B. & Brewer, A. A. (2015). fMRI of the rod scotoma elucidates cortical rod pathways and implications for lesion measurements. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **112**, 5201-5206
- Billino, J., Bremmer, F., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Motion processing at low light levels: Differential effects on the perception of specific motion types. *Journal of Vision*, **8**, 1–10
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, **10**, 433-436
- Challinor, K. L. & Mather, G. (2010). A motion- energy model predicts the direction discrimination and MAE duration of two-stroke apparent motion at high and low retinal illuminance. *Vision Research*, **50**, 1109–1116
- Gegenfurtner, K. R., Mayser, H. M., & Sharpe, L. T. (2000). Motion perception at scotopic light levels. *Journal of the Optical Society of America A*, **17**, 1505–1515
- Grossman, E. D. & Blake, R. (1999). Perception of coherent motion, biological motion and form-from- motion under dim-light conditions. *Vision Research*, **39**, 3721–3727
- Hadjikhani, N. & Tootell, R. B. H. (2000). Projection of rods and cones within human visual cortex. *Human Brain Mapping*, **9**, 55–63
- Hammett, S. T., Champion, R. A., Thompson, P. G., & Morland, A. B. (2007). Perceptual distortions of speed at low luminance: Evidence inconsistent with a Bayesian account of speed encoding. *Vision Research*, **47**, 564–568
- Hess, R. F., Sharpe, L. T., & Nordby, K. (1990). *Night vision: Basic, clinical and applied aspects*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hisakata, R. & Murakami, I. (2008). The effects of eccentricity and retinal illuminance on the illusory motion seen in a stationary luminance gradient. *Vision Research*, **48**, 1940–1948
- Hood, D. C. & Finkelstein, M. A. (1986). Visual sensitivity. In K. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance* (Vol. 2, pp. 1–66). New York: Wiley.
- Lankheet, M. J. M., van Doorn, A. J., & van de Grind, W. A. (2002). Spatio-temporal tuning of motion coherence detection at different luminance levels. *Vision Research*, **42**, 65–73
- Levitt, H. (1971). Transformed Up-Down Methods in Psychoacoustics. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **49**, 467-477
- Lu, Z. & Doshier, B. (2014). *Visual Psychophysics From Laboratory to Theory*. Cambridge: The MIT Press.
- Mather, G., Pavan, A., Campana, G., & Casco, C. (2008). The motion aftereffect reloaded. *Trends in Cognitive Sciences*, **12**, 481-487
- Mather, G. & Challinor, K. L. (2009). Psychophysical properties of two-stroke apparent motion. *Journal of Vision*, **9**, 1–6
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, **10**, 437-442
- Stockman, A. & Sharpe, L.T. (2006). Into the twilight zone: the complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **26**, 225–239
- Takeuchi, T. & De Valois, K. K. (1997). Motion- reversal reveals two motion mechanisms functioning in scotopic vision. *Vision Research*, **37**, 745-755
- Takeuchi, T. & De Valois, K. K. (2000). Velocity discrimination in scotopic vision. *Vision Research*, **40**, 2011–2024
- Takeuchi, T., Yokosawa, K., & De Valois, K. K. (2004). Texture segregation by motion under low luminance levels. *Vision Research*, **44**, 157–166
- Takeuchi, T. & De Valois, K. K. (2009). Visual motion mechanisms under low retinal illuminance revealed by motion reversal. *Vision Research*, **49**, 801–809
- Takeuchi, T., Tuladhar, A., & Yoshimoto, S. (2011). The effect of retinal illuminance on visual motion priming. *Vision Research*, **51**, 1137–1145
- van de Grind, W.A., Koenderink, J.J., & van Doorn, A.J. (2000). Motion detection from photopic to low scotopic luminance levels. *Vision Research*, **40**, 187–199

- Vaziri-Pashkam, M. & Cavanagh, P. (2008). Apparent speed increases at low luminance. *Journal of Vision*, **8**, 1–12
- Wyszecki, G. & Stiles, W. S. (2000). *Color science: Concepts and methods, quantitative data and formulae* (2nd ed.). New York: Wiley.
- Yoshimoto, S. & Takeuchi, T. (2013) Visual motion priming reveals why motion perception deteriorates during mesopic vision. *Journal of Vision*, **13**, 1–21.
- Yoshimoto, S. Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014) Effect of light level on the reference frames of visual motion processing. *Journal of Vision*, **14**, 1–28.
- Yoshimoto, S. Okajima, K., & Takeuchi, T. (2016) Motion perception under mesopic vision. *Journal of Vision*, **16**, 1–15.
- Zeile, A. J. & Cao, D. (2015). Vision under mesopic and scotopic illumination. *Frontiers in Psychology*, **5**, 1-15.